Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 295-302.

Le spectre architectural : Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière

H. DE FORESTA

Résumé : Le concept de spectre architectural — distribution des modèles architecturaux des arbres au sein d'une communauté végétale — est présenté. Quelques exemples préliminaires de spectres architecturaux, établis pour la forêt tropicale humide et la végétation pionnière en Guyane française, permettent de souligner l'utilité de ce concept dans l'analyse des relations éventuelles entre modèles architecturaux et écologie, préalable indispensable à une compréhension de la stratégie des différents modèles.

Summary : The concept of architectural spectrum — distribution of the architectural models of trees in a plant community — is set out. A few preliminary examples are given, concerning tropical rainforest and pioneer vegetation in French Guiana. These examples allow us to emphasize the efficiency of this concept in the analysis of possible relationships between architectural models and ecology.

Hubert de Foresta, Laboratoire de Botanique, Institut de Botanique, 163, rue A. Broussonet, 34000 Montpellier, France.

Dans leur « Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux » (1970), HALLÉ & OLDEMAN proposaient une classification des formes de croissance des arbres tropicaux. Cette classification ne présumait pas des relations éventuelles entre forme architecturale et écologie. Une première ébauche de rapprochement entre ces deux variables apparaît en 1978 (HALLÉ & al.), où, à la description des modèles architecturaux, est associé un court paragraphe indiquant leurs tendances écologiques. Enfin, FOURNIER (1979) tentait de relier modèles et biotopes, notamment par l'étude de milieux contraignants (mangroves, hautes montagnes...) où elle concluait à l'existence de certaines relations.

Nous voulons présenter ici le concept de *spectre architectural* en tant qu'outil objectif d'analyse des relations entre modèles architecturaux et situations écologiques. Quelques exemples de spectres architecturaux sont présentés, qui permettent de suggérer, malgré le caractère préliminaire des résultats, que certains modèles sont favorisés dans les conditions particulières associées au développement de la végétation pionnière en forêt tropicale humide.

ARCHITECTURE DES ARBRES

Résumons brièvement les trois notions principales (Hallé & Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1974 ; Hallé & al., 1978) qui sont utilisées ici :

— *l'architecture* d'un arbre peut être définie comme l'ensemble des formes structurales observables à un moment donné chez cet arbre.

— *le modèle architecturale* doit être compris comme le programme de croissance déterminant les formes architecturales successives d'un arbre. Un petit nombre de critères morphologiques — durée de vie des méristèmes, types d'axes (plagiotropes/orthotropes/mixtes), croissance continue ou rythmique, chronologie de la ramification — définit une combinatoire qui permet de rapporter une espèce à l'un des 23 modèles déjà décrits. Ces modèles constituent en fait des points de repère privilégiés au sein d'un continuum de formes arborescentes.

— *la réitération* est un processus de replication plus ou moins complète du modèle architectural, déterminé par des stimuli environnementaux. Lorsqu'elles ne consistent pas en une simple régénération d'un modèle à la suite d'un traumatisme, ces réitérations sont considérées comme adaptatives (de Castro e Santos, 1980), entraînant une augmentation importante de la masse foliaire, en réponse aux variations, dans un sens favorable, des facteurs écologiques verticaux du milieu forestier (Oldeman, 1974 ; Hallé & al., 1978).

LE SPECTRE ARCHITECTURAL

Pour Rollet (1979), « le concept de modèle architectural prolonge celui de type biologique au sens de Raunkiaer » ; il est ainsi amené à suggérer l'établissement de spectres de modèles architecturaux, par analogie avec les spectres de types biologiques. Fournier (1979) renouvelle cette suggestion, dans le but de comparer la pression écologique de différents biotopes sur leur composition en modèles.

C'est la notion de spectre architectural, calquée sur celle de spectre biologique, qui est reprise, développée et appliquée ici pour la première fois ; mais deux types de spectres peuvent être envisagés :

— *le spectre architectural* représente la distribution des espèces en fonction des modèles, liant ainsi floristique et architecture.

— *le spectre architectural réel* (correspondant au spectre biologique réel défini par Carles, 1948) représente la distribution des individus et non plus des espèces, en fonction des modèles, rapprochant ainsi structure et architecture.

Il faut insister sur le fait qu'il sera toujours difficile, voire parfois impossible, dans les milieux à forte richesse spécifique, de connaître avec précision l'architecture de toutes les espèces présentes ; le réalisme nous incite donc à proposer que la réalisation d'un spectre architectural réel, dans de tels milieux, porte sur les espèces les plus abondantes. Ce type

de spectre apparaît suffisant ici, en raison de la valeur qu'il accorde à l'écologie par l'intermédiaire des espèces dominantes, pour permettre de dégager les relations éventuelles entre modèles et biotopes.

EXEMPLES DE SPECTRES ARCHITECTURAUX : VÉGÉTATION PIONNIÈRE ET FORÊT PRIMAIRE EN GUYANE FRANÇAISE

Il est clair que l'architecture d'une espèce n'est que l'un des aspects d'un cortège de caractéristiques biologiques. Nous nous plaçons ici dans l'hypothèse d'une valeur adaptative de l'architecture dans des milieux contraignants. Sur ce plan des contraintes, le sous-bois des forêts tropicales humides apparaît comme un milieu permissif, alors que la végétation pionnière, soumise notamment à de fortes variations de température et d'humidité, apparaît comme un milieu contraignant.

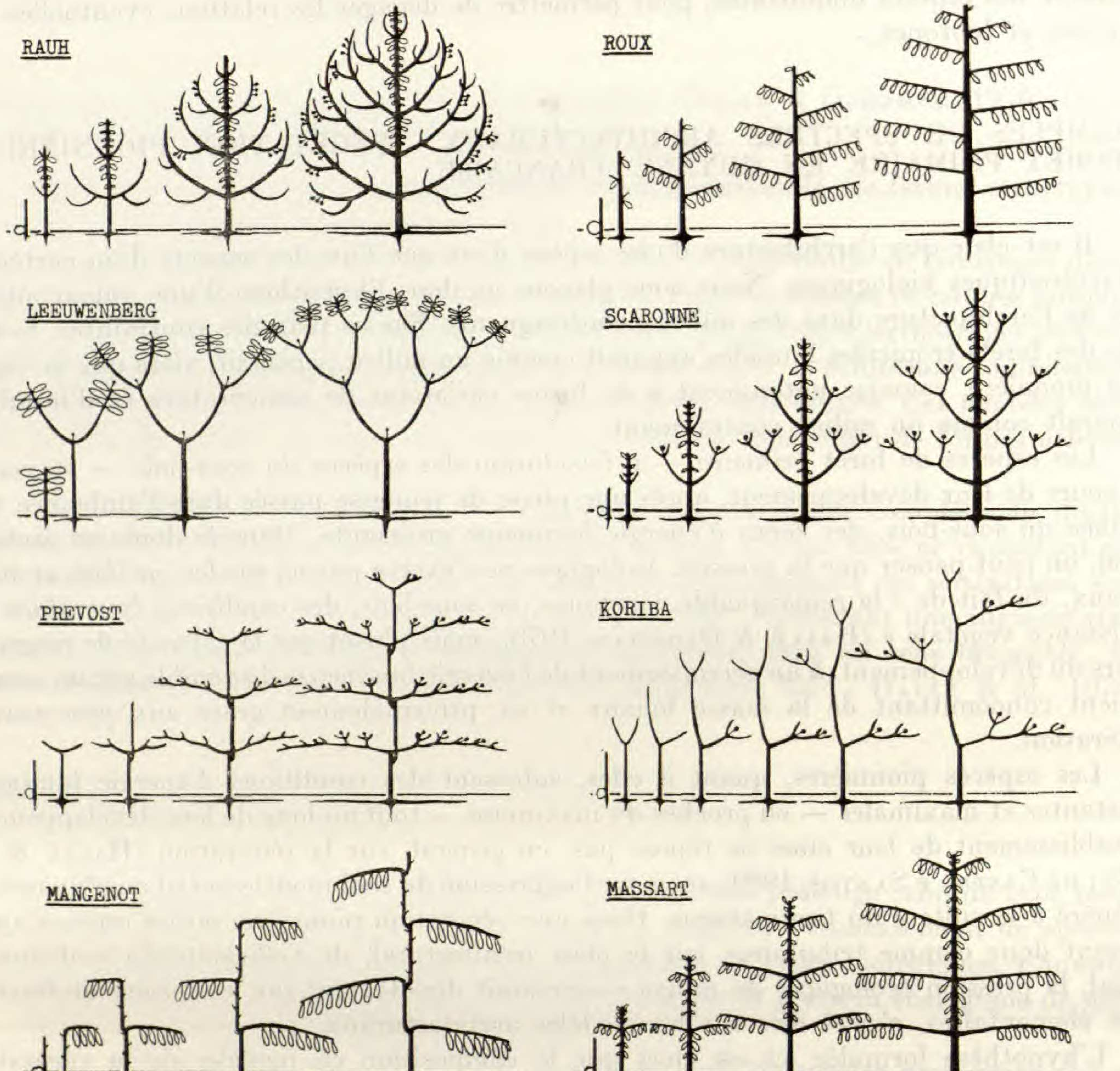
Les espèces de forêt primaire — à l'exclusion des espèces du sous-bois — traversent au cours de leur développement, après une phase de jeunesse passée dans l'ambiance tamponnée du sous-bois, des zones d'énergie lumineuse croissante. Dans le domaine architectural, on peut penser que la pression écologique ne s'exerce pas ici sur les modèles architecturaux, du fait de « la remarquable constance, en sous-bois, des conditions favorables à la croissance végétale » (Hallé & Oldeman, 1970), mais plutôt sur la capacité de réagir, au cours du développement, à un accroissement de l'énergie lumineuse disponible par un accroissement concomittant de la masse foliaire et ce, principalement grâce aux processus de réitération.

Les espèces pionnières, quant à elles, subissent des conditions d'énergie lumineuse constantes et maximales — ou proches du maximum — tout au long de leur développement. L'établissement de leur cime ne repose pas, en général, sur la réitération (Hallé & al., 1978 ; de Castro e Santos, 1980), mais sur l'expression du seul modèle initial ou d'un modèle régénéré à la suite d'un traumatisme. Dans une végétation pionnière, où les espèces apparaissent donc comme tributaires, sur le plan architectural, de l'efficacité du seul modèle initial, la pression écologique du milieu s'exercerait directement sur les formes architecturales élémentaires, c'est-à-dire sur les modèles architecturaux.

L'hypothèse formulée ici est alors que la composition en modèles de la végétation pionnière est le reflet d'une pression écologique, tandis que celle de la forêt primaire serait liée à des contingences floristiques et biogéographiques.

Nous ne disposons pas actuellement des éléments permettant de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse ; dans ce contexte, les exemples proposés ici constituent une étape, présentant des résultats limités sur le plan géographique.

La végétation d'une parcelle de 25 ha, coupée à titre expérimental, a été étudiée en détail trois ans et demi après défrichement de la forêt primaire, en Guyane française (de Foresta, 1981). Cette végétation pionnière apparaît dominée par quinze espèces (tableau 1), qui se partagent 85 % du nombre total des arbres. Les données architecturales concernant ces espèces montrent qu'on peut les regrouper en six modèles architecturaux, c'est-à-dire, par ordre d'abondance décroissante : Rauh, Roux, Leeuwenberg, Scaronne, Mangenot et Prévost-Koriba (Pl. 1). D'autres modèles peuvent être relevés sur la parcelle



Pl. 1. — Principaux modèles architecturaux rencontrés en végétation pionnière et en forêt primaire ; Guyane française, Piste de St Élie. (D'après HALLÉ **& al., 1978).**

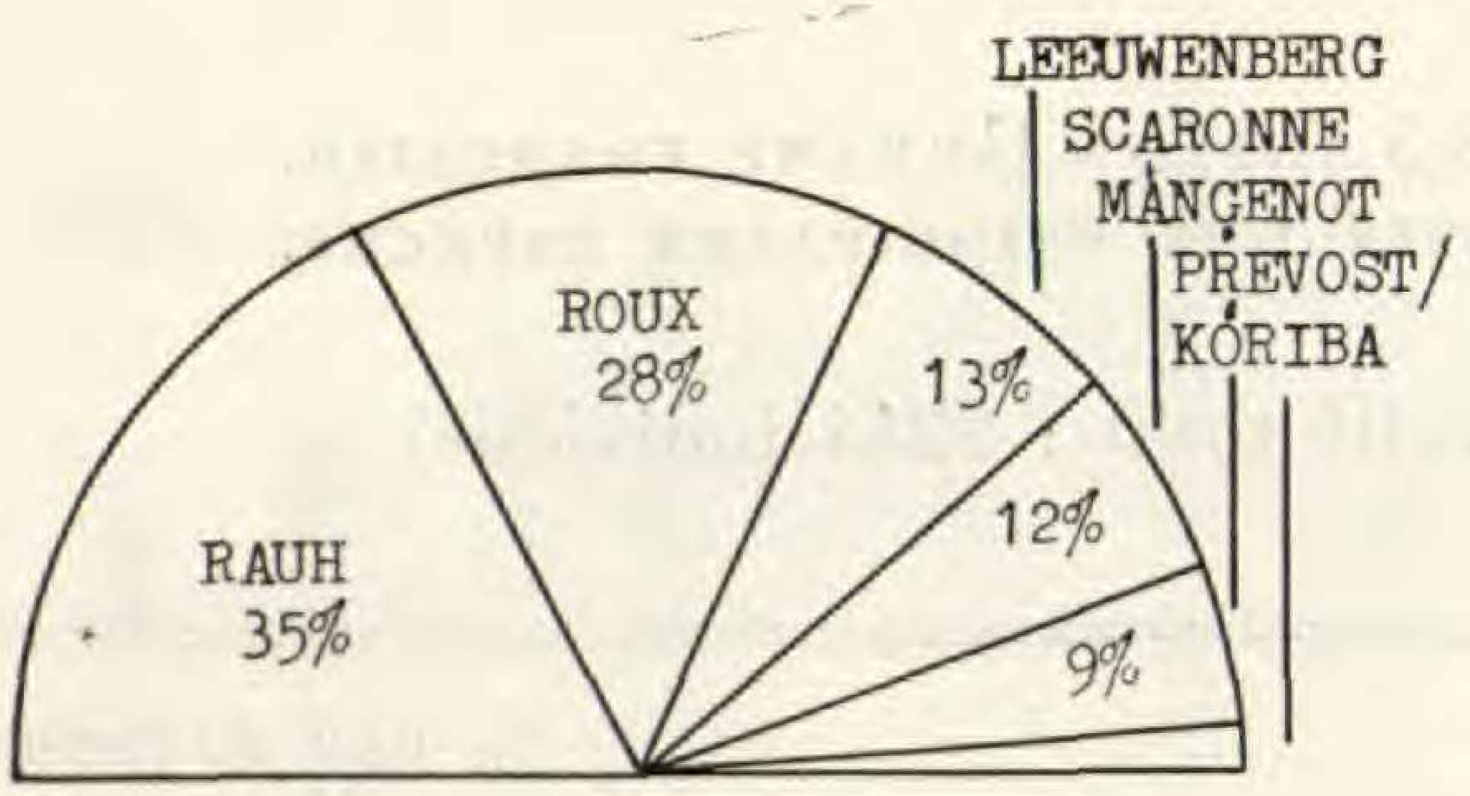
TABLEAU 1 : VÉGÉTATION PIONNIÈRE (3,5 ANS) EN GUYANE FRANÇAISE.
MODÈLES ARCHITECTURAUX ET EFFECTIFS DES PRINCIPALES ESPÈCES.

(Échantillon étudié : 1824 m²; effectif total : 2244 individus)

ESPÈCE	MODÈLE	EFFECTIF RELATIF	% PAR RAPPORT AUX 15 ESPÈCES Total par espèce	par groupe
Cecropia obtusa Trécul	RAUH	20,4 %	24,2	
Cecropia sciadophylla Mart.		6,9 %	8,1	35,4 %
Loreya mespiloides Miq.		2,6 %	3,1	
Goupia glabra Aubl.	ROUX	7,9 %	9,4	
Lætia procera (P. & E.) Eichl.		5,6 %	6,7	
Vismia guyanensis (Aubl.) Choisy		4,9 %	5,8	28,3 %
Xylopia nitida Dun.		3,0 %	3,6	
Miconia fragilis Naud.		1,5 %	1,8	
Vismia latifolia (Aubl.) Choisy		0,8 %	1,0	
Solanum subinerme Jacq.	LEEUWENBERG	7,3 %	8,6	13,1 %
Solanum rugosum Dun.		3,8 %	4,5	
Isertia spiciformis DC.	SCARONNE	5,3 %	6,2	12,1 %
Palicourea guyanensis Aubl.		4,9 %	5,9	
Vismia sessilifolia (Aubl.) DC.	MANGENOT	7,4 %	8,8	
Solanum salviæfolium Lam.	PRÉVOST-KORIBA	2,0 %	2,4	
Divers (109 espèces)		15,6 %		

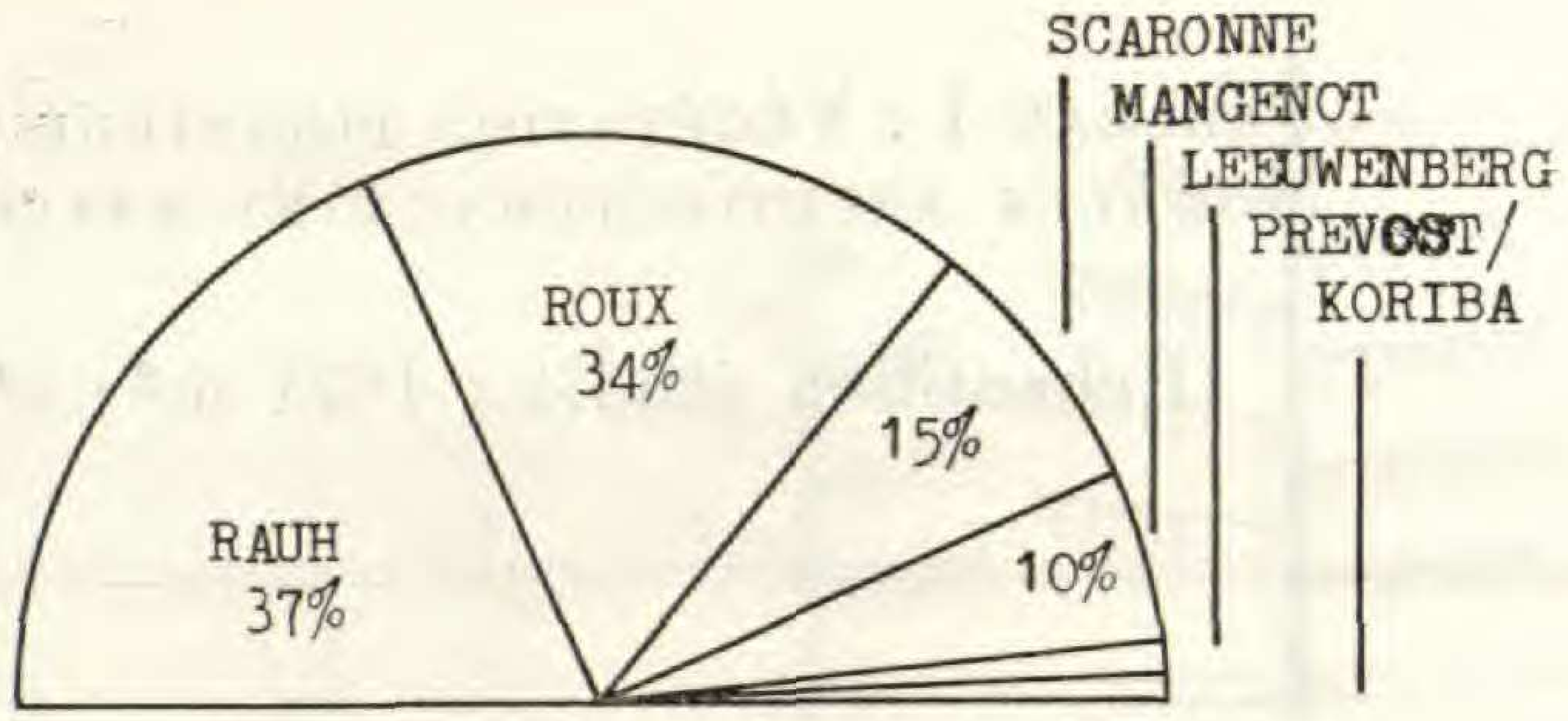
étudiée, notamment ceux de CHAMBERLAIN (*Talisia carinata* Radlk.), d'AUBRÉVILLE (*Bellucia grossularioides* (L.) Triana), de FAGERLIND (*Byrsonima densa* (Poir.) DC.), et de TROLL (*Annona sericea* Dun. ; *Banara guyanensis* Aubl. ; *Inga spp.*), et il est probable qu'une étude architecturale détaillée de toutes les espèces permettrait de conclure à la présence de tous les modèles architecturaux.

Le spectre architectural réel, établi à partir des quinze espèces les plus abondantes, est représenté sur la Pl. 2, *a*. Deux modèles dominent nettement, ceux de RAUH et de ROUX, formant à eux seuls 64 % du spectre. L'importance du modèle de LEEUWENBERG doit être rattachée à l'hétérogénéité de la régénération : l'analyse de la végétation pionnière sur cette parcelle révèle en effet l'existence d'une mosaïque de type de végétation contemporain (DE FORESTA, 1981), aux caractéristiques architecturales, structurales et floristiques diffé-



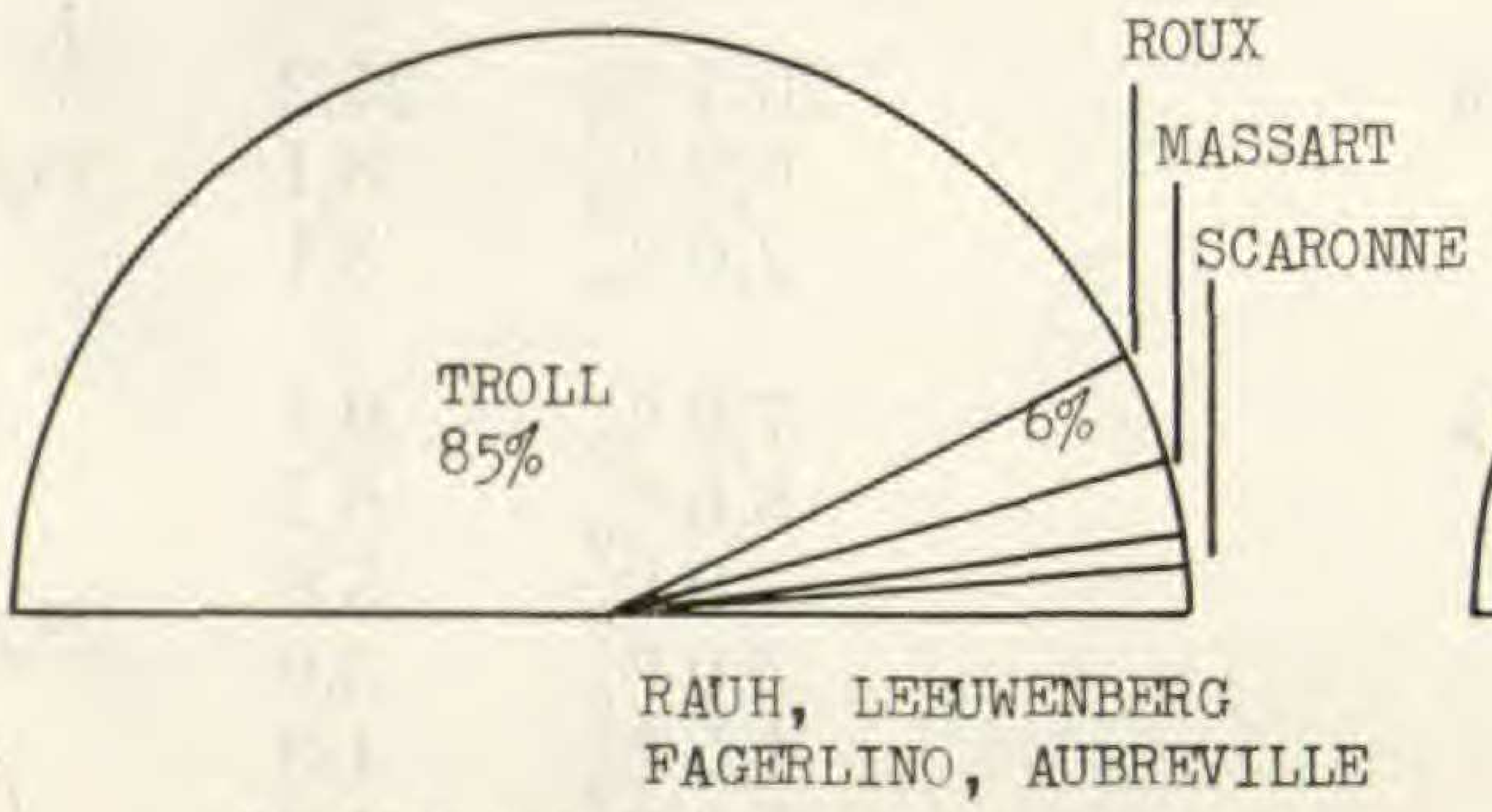
a) 2244 individus

Spectre établi sur 85%
de l'effectif total



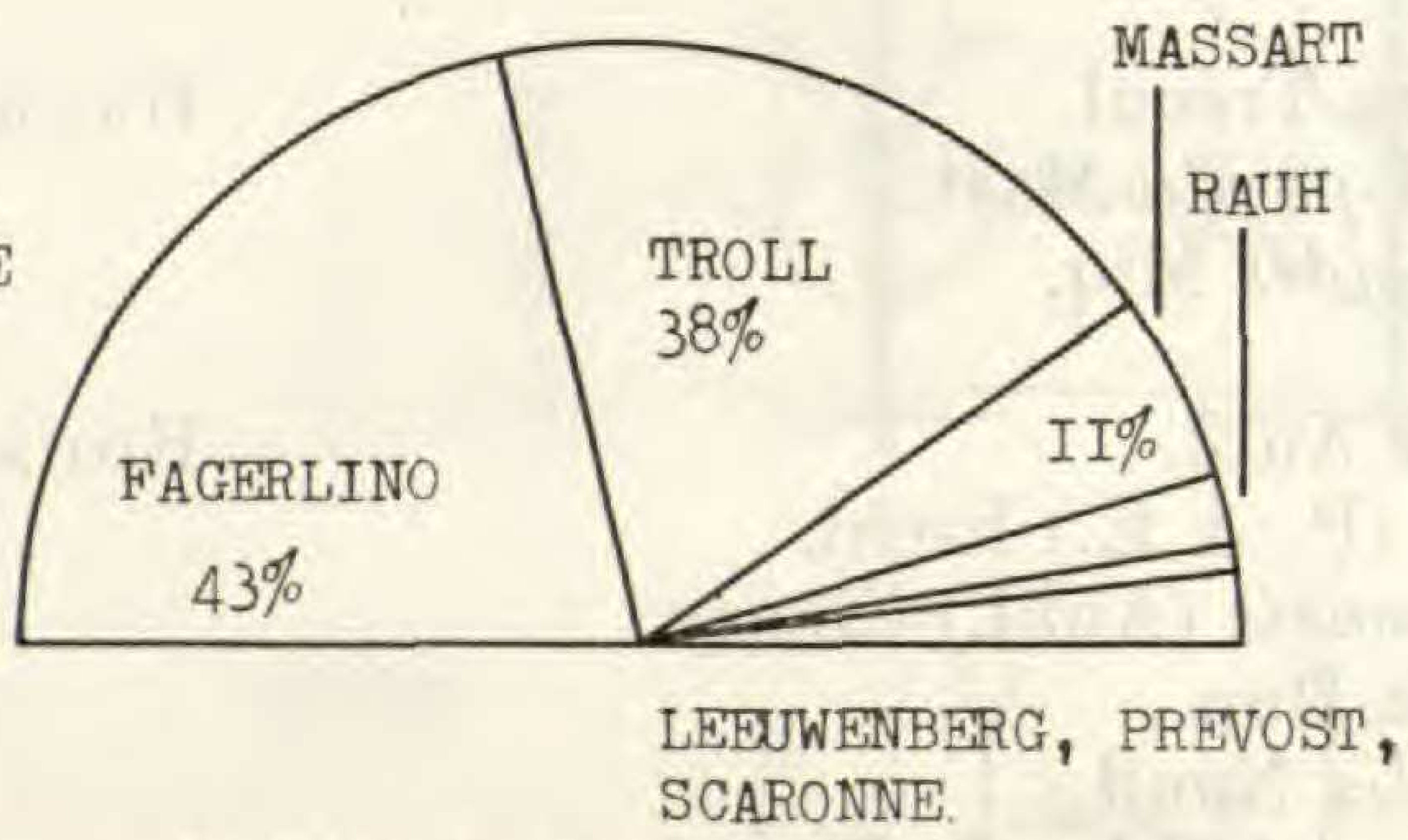
b) 1442 individus

Spectre établi sur 86%
de l'effectif total



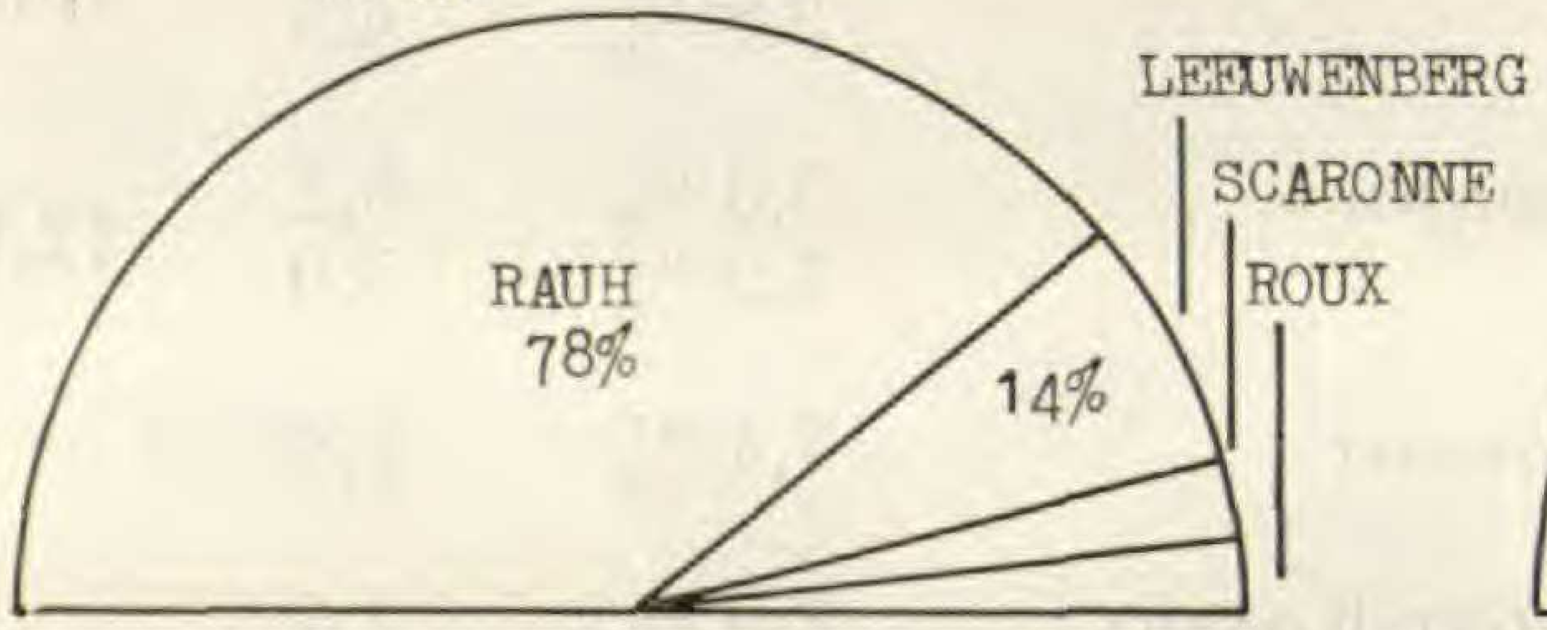
c) 8866 individus (D.B.H.> 20 cm)

Spectre établi sur 71,5% du
total



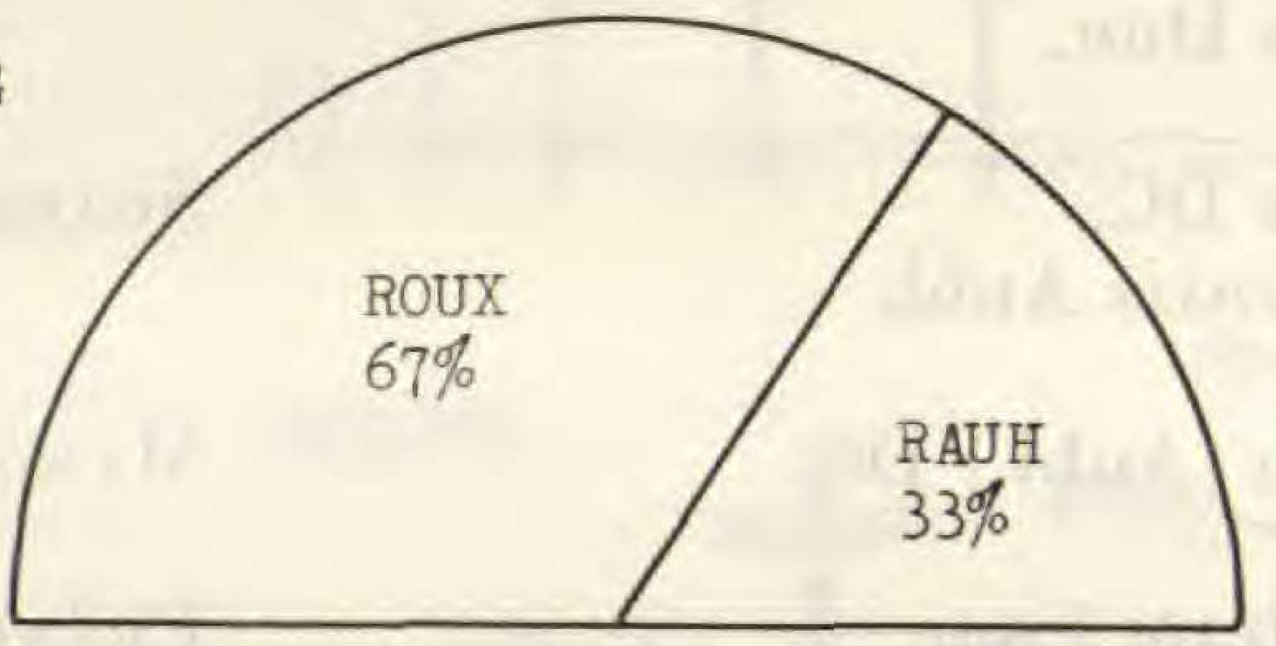
d) 1264 individus

Spectre établi sur 76% du total



e) <u>Tai</u> - <u>Côte d'Ivoire</u>
Végétation pionnière (2 ans)
400 m2 - 268 individus

Spectre établi sur 90% du
total (relevé : de NAMUR
1978)



f) <u>Kalimantan</u> - <u>Indonésie</u>
végétation pionnière (2 ans)
100 m2 - 62 individus
Spectre établi sur 64% du total
(relevé : HUC et ROSALINA,1981)

Pl. 2. — Exemples de spectres architecturaux réels : a, b, c, d, Guyane française, Piste de St Élie ; **a**, Arbocel, végétation pionnière (3,5 ans) ; **b**, *idem*, à l'exclusion des zones fortement brûlées ; **c**, forêt primaire, à l'exclusion du sous-bois (40,8 ha) ; **d**, forêt primaire, sous-bois inclus (2500 m²).

rentes. Or, le modèle de LEEUWENBERG est réalisé ici exclusivement par 2 espèces de *Solanum*, installées en peuplements presque purs sur des zones fortement perturbées par le feu qui a traversé la parcelle un mois après la coupe. Le spectre établi en éliminant ces zones fortement brûlées (Pl. 2, *b*) reflète alors la distribution d'abondance des modèles au sein de la végétation pionnière non perturbée par le feu.

En forêt primaire voisine, les données floristiques de LESCURE (1981), portant sur environ 40 ha, nous ont permis de dresser un spectre architectural réel, pour les arbres de

D.B.H. supérieur à 20 cm, c'est-à-dire en ne tenant pas compte du sous-bois (Pl. 2, *c*) ; ce spectre montre la dominance nette du modèle de Troll, qui est représenté par un minimum de 61 % du total des arbres. Un autre spectre, établi à partir d'un inventaire complet effectué sur une surface de 2500 m² (Lescure, Puig, Riera, comm. pers.), montre l'importance du modèle de Fagerlind au sein du sous-bois de la même forêt (Pl. 2, *d*).

DISCUSSION

La réalisation d'un spectre architectural nécessite de disposer d'inventaires complets de la végétation, associés à la connaissance de l'architecture des espèces les plus abondantes ; les données bibliographiques concernant la végétation pionnière et la forêt tropicale humide sont le plus souvent incomplètes à ce point de vue. Néanmoins, deux études, celle de Namur (1978) en Côte d'Ivoire, et celle de Huc & Rosalina (1981) à Kalimantan, permettent de suggérer une confirmation de l'importance des modèles de Rauh et de Roux au sein de la végétation pionnière en forêt tropicale humide (Pl. 2, *e*, *f*).

Le succès du modèle de Rauh, déjà noté par plusieurs auteurs (Ashton, 1978 ; Hallé & al., 1978 ; Kahn, 1978 ; de Castro e Santos, 1980) dans le cas des espèces pionnières tropicales telles que *Cecropia*, *Musanga* ou *Macaranga*, pourrait être dû au remplacement rapide du méristème terminal s'il est détruit, par un méristème latéral aux caractéristiques équivalentes (Hallé & al., 1978). Un autre élément d'explication pourrait résider dans l'expression particulière du modèle chez ces espèces dont le développement se fait en deux temps : le premier consiste en l'élongation rapide d'un axe orthotrope unique relativement solide, le deuxième correspond à l'établissement d'une cime, par la mise en place des premières branches, cette deuxième phase paraissant coïncider avec le dégagement de l'axe initial au-dessus de la végétation environnante. On peut trouver ce type de développement chez des espèces pionnières de modèles différents, par exemple chez *Didymopanax morototoni* (Aubl.) Dun. & Planch. (modèle de Leeuwenberg), ainsi que chez *Fagara pentandra* Aubl. et *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don. (modèle de Scaronne).

L'ubiquité du modèle de Roux, dont l'abondance a déjà été signalée, aussi bien en sous-bois (Hallé & al., 1978 ; Torquebiau, 1981) qu'en végétation pionnière (Hallé & al., 1978), s'expliquerait par l'adaptation à une constance de climat, qu'il s'agisse du microclimat des strates inférieures forestières ou du macroclimat des zones ouvertes (Hallé & al., 1978). Nos observations en cours sur les espèces du modèle de Roux nous permettent de suggérer qu'une des raisons principales du succès de ce modèle au sein de la végétation pionnière pourrait bien résider dans une capacité de réaction rapide aux traumatismes de l'axe orthotrope édificateur : toutes les espèces pionnières de ce modèle, étudiées actuellement, présentent, sur l'axe principal, des bourgeons axillaires proleptiques dont la principale utilité paraît être la régénération rapide d'un nouveau modèle en cas de traumatisme du méristème apical. La valeur adaptative de ce caractère est évidente dans une végétation pionnière où, d'une part, les traumatismes semblent fréquents — stress hydriques en saison sèche, action des phytophages... — et où, d'autre part, tout retard dans la croissance en hauteur risque d'être fatal, en raison d'une compétition intense pour la lumière. A titre d'exemple, dans une végétation de 2 ans, 80 % des individus de *Goupia glabra* Aubl., pionnier à vie longue, avaient déjà subi un ou plusieurs traumatismes apicaux, et réagi par l'intermédiaire de réitérations (de Foresta, 1981).

CONCLUSION

L'utilisation du concept de spectre architectural réel permet de dégager l'importance éventuelle de certains modèles au sein d'une communauté végétale. L'avantage de cet outil dans l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie nous semble résider, d'une part dans le fait qu'il se prête bien aux comparaisons — entre biotopes équivalents dans des zones géographiques différentes, aussi bien qu'entre biotopes différents à l'intérieur d'une même zone géographique — et d'autre part, dans sa relative objectivité, étant en effet fondé sur des données quantifiables.

La réalisation de spectres architecturaux dans différents milieux devrait fournir les éléments de base, nécessaires à la compréhension de la stratégie des différents modèles architecturaux.

BIBLIOGRAPHIE

Ashton, P. S., 1978. — *Grown characteristics of tropical trees, in* Tomlinson & Zimmerman : *Tropical trees as living systems* : 591-615.

Carles, J., 1948. — *Géographie botanique.* Presses Universitaires, Paris.

de Castro e Santos, A., 1980. — Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* 12 (3) : 187-194.

de Foresta, H., 1981. — *Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide.* Arbocel — Guyane française. Thèse de 3e Cycle, U.S.T.L., Montpellier, 114 p.

Fournier, A., 1979. — Is architectural radiation adaptative ? D.E.A., U.S.T.L., Montpellier, 51 p.

Hallé, F. & Oldeman, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Masson ed., Paris, 178 p.

Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B., 1978. — *Tropical trees and Forests. An architectural analysis.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 441 p.

Huc, R. & Rosalina, V., 1981. — *Aspects of secondary forest succession in logged over lowland forest areas in East Kalimantan.* Biotrop T.F.R.I. 2 (2) Miméogr., 26 p.

Kahn, F., 1978. — Évolution structurale du peuplement de *Macaranga hurifolia. Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 13 (3) : 223-238.

Lescure, J. P., 1981. — La végétation et la flore dans la région de la piste de St-Élie. *Bull. ECEREX* nº 3 : 4-24.

de Namur, C., 1978. — Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 13 (3) : 211-221.

Oldeman, R. A. A., 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoire O.R.S.T.O.M.*, nº 73, Paris, 204 p.

Rollet, B., 1979. — Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. *Oecol. Plant.* 14 (3) : 319-344.

Torquebiau, E., 1981. — *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique.* Thèse de 3e Cycle, U.S.T.L., Montpellier, 185 p.